云 南 植 物 研 究6（4）：435—440，1984
Acta Botanica Yunnanica

重楼属两种植物小孢子和雄配子体的发育

梁汉兴　　张香兰

（中国科学院昆明植物研究所）

摘　要　重楼属两种植物（*Paris axialis* and *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*）小孢子发生和雄配子体形成的过程及方式相同。小孢子母细胞减数分裂时胞质分裂为连续型；雄配子体为二胞型；药壁由五层细胞组成。绒毡层属腺质型。五指莲花粉群体中异常花粉发生的频率高于滇重楼，这或许与五指莲细胞内的超数染色体以及相应的减数分裂异常有一定相关性。

重楼属（*Paris* L.）近20种，许多种的根状茎是重要的中药材。鉴于系统分类和引种栽培的需要，全面了解重楼属植物胚胎学过程及其特点是必要的，迄今国内外尚未见系统的报道。根据对重楼属植物的形态分类研究[1]，此属中差异最大的是五指莲（*Paris axialis* H. Li）和滇重楼（*Paris polyphylla* Smith var. *yunnanensis* (Fr.) Hand-Mazz.）。故选材时采用了这两个种，拟对它们进行系统的胚胎学观察研究。本文报道的是两种植物小孢子和雄配子体的发育。

材 料 和 方 法

五指莲（*Paris axialis* H. Li）取材于滇东北彝良县，滇重楼（*Paris polyphylla* Smith var. *yunnanensis* (Fr.) Hand-Mazz.）取材于滇东南罗平县。以上两种材料均引种至昆明植物园荫棚内栽培。适期的花药固定于FAA中，石蜡切片，厚8微米。铁矾苏木精染色，亮绿复染。部份材料采用了涂片法。切片在OLYMPUS万能显微镜下观察并照相。

观 察 结 果

1.小孢子的发生

重楼属两种植物小孢子及雄配子体发生和形成的时间，在昆明地区一般是二至六月。五指莲的发育时期比滇重楼要早一些。

本文于1984年1月28日收到。

1）小孢子母细胞　小孢子母细胞来源于孢原细胞。由孢原细胞分化出的初生造孢细胞经不断增殖形成造孢组织，这一过程在头一年秋末冬初花芽分化之后即开始进行。第二年春季气温转暖时，造孢组织细胞继续分裂，增加到一定数目停止分裂以后转变成小孢子母细胞。

重楼的小孢子母细胞发育都比较健全，呈四大束被药壁组织包裹于四个纵行的花粉囊中。母细胞时期的花药呈乳白色至浅黄色。

小孢子母细胞的形态与周围的药壁细胞显然不同，它们的体积大，细胞核大，细胞质浓厚，基本上没有液泡，具有薄的纤维素细胞壁，彼此间挤得很紧，成为大致等径的多边形。细胞核在此时期染色较浅，核内具有1—2个核仁。

2）小孢子母细胞减数分裂及四分体形成　减数分裂是雄配子形成的重要过程。重楼属两种植物减数分裂前期Ⅰ的变化比较复杂，将放在下一个问题叙述。这里先把减数分裂和四分体形成的基本过程概述如下：

减数分裂开始时花粉母细胞彼此间紧密相连（图版Ⅰ，1），在凝线期以前和凝线期，小孢子细胞之间孢间连丝互相沟通，染色质在孢间连丝处发生穿壁运动。粗线期核穿壁结束，小孢子母细胞的细胞壁明显加厚（图版Ⅰ，2），细胞间彼此隔离。中期Ⅰ可见五对染色体排列在花粉母细胞中部的赤道面上（图版Ⅰ，3），后期Ⅰ，由于纺缍丝牵引，染色体向两极移动，这时可以清楚地看出重楼染色体有三对是中部或近中部着丝点的，有两对是具端部着丝点的(图版Ⅰ，6)，后期Ⅰ常可见形成染色体桥(图版Ⅰ，7—9），这种桥往往导致小孢子的异常。进入末期Ⅰ时小孢子母细胞的胞质分裂已经开始，在赤道面上形成细胞板，最后被一个完整的壁分隔形成二分体（图版Ⅰ，10、11)。不久之后减数分裂第二次分裂开始，第二次分裂也包括前中后末四个时期。中期Ⅱ，二分体的四个纺缍体轴多半互相平行（图版Ⅰ，12），末期形成四个单倍体核，它们之间很快形成细胞壁，此即为四分体。四分体的排列方式主要是二轴对称式，少有四面体式。

重楼属两种植物小孢子形成时的胞质分裂类型为连续型。

3）小孢子母细胞减数分裂时细胞间染色质的穿壁现象　小孢子母细胞间的核穿壁现象，前人已经在被子植物的许多属中观察到[1,2,3]。我们在重楼属中所观察到的现象如下：穿壁发生在小孢子母细胞减数分裂的凝线期时，细胞核的染色质凝集为染色极深的一团，紧压母细胞的细胞壁，在相邻细胞毗连的壁上，可以看到穿过去的染色质球（图版Ⅱ，6），就像一种强大的压力将它们从孢间连丝处挤压过去。这些染色质球与原细胞核之间还有细丝相连（图版Ⅱ，13)。这个时期的穿壁运动具有较明显的方向性。此外，还观察到在比凝线期早的时期——偶线期穿壁的另一种形式，它往往发生在两个或几个花粉母细胞之间，牵引出长长的染色质丝，这种穿壁的方向性很不明显，同一个细胞核可以向三个以上方向，朝相邻细胞伸出染色质丝（图版Ⅱ，14），几个细胞的细胞核又可以朝一个方向伸来染色质丝（图版Ⅱ，15），彼此相互连接。涂片观察这两个时期花粉母细胞的壁都比较薄，而穿壁以后的粗线期，花粉母细胞外即明显地沉积了胼胝质。

4）小孢子的形态特征及异常小孢子　重楼属两种植物小孢子母细胞减数分裂的步调比较整齐，小孢子从四分体内释放的时间也很一致。刚释放出来的小孢子只具有一层

很薄的花粉内壁，较长时间保持着近似半球形的形态（图版Ⅰ，15b），其一面呈拱形，而另一面较扁平。单核小孢子早期具有一个较大的细胞核，处于小孢子中央。单核后期的小孢子，细胞核常发生偏移，通常都是移到靠扁平细胞壁的一侧，在这个位置进行第一次有丝分裂。

在重楼属两种植物中我们都观察到少部份具有微核的异常小孢子。这种小孢子除具有一个较大的细胞核外，还有另外一个小得多的圆形小核。这种微核在不同植株中占的比例也有差异，其发育前途将在下节讨论。

2.雄配子体

雄配子体泛指萌发前后的花粉粒。本文只涉及萌发前的花粉粒。

1）小孢子第一次有丝分裂及生殖细胞营养细胞的形成　小孢子第一次有丝分裂在单核靠边以后进行，此时小孢子细胞质没有明显的液泡。分裂中期染色体排列于赤道板上，纺缍体的轴向是垂周的。后期两组染色体之间很快沉积细胞板（图版Ⅱ，2），它们从中央向四周延伸，沿着小孢子扁平壁的方向，最后弯向小孢子扁平壁的一方，形成一个弧形的完整的壁，将花粉分隔成为两个形态大小都很悬殊的细胞，呈内外排列（图版Ⅱ，3），靠壁的一个细胞形态纺缍形，细胞核稍小，染色很深，具有核仁，但不明显；细胞质成一薄层围绕着核，这个细胞就是早期的生殖细胞。它在进一步发育中由于细胞壁溶解了，而变为一个圆球形的裸细胞，悬浮在内部一个大的营养细胞当中。营养细胞体积要大得多，占有了小孢子的绝大部分细胞质，其细胞核大，染色浅，有一个明显的核仁（图版Ⅱ，4）。

以上这种花粉是正常花粉，其中绝大多数能发育成为二胞型雄配子体。

2）小孢子第一次有丝分裂中异常花粉的形成和发育　在重楼属两种植物的花粉群体中，我们都观察到有一小部份异常花粉存在，在五指莲中，异常花粉的数量较滇重楼多（见表1）。这些异常花粉可以分为二类。其中较多的一类为同型核花粉。这类花粉粒内有两个形态完全相同的细胞核，有的类似于营养核（图版Ⅱ，8），有的类似于生殖核（图版Ⅱ，7）。它们都不能按配子体途径发育为成熟花粉粒。另一类是具有微核的花粉，它们来自具微核的小孢子。其中有的停留在单核期不分裂，也可进行一次分裂形成一个生殖核，一个营养核外加一微核的花粉，具微核花粉都呈现退化迹象，没有发育前途。

表1　重楼属两种植物花粉群体中正常花粉与异常花粉的比率

种　名	观察花粉数	正常花粉数（占%）		异常花粉数（占%）	
五指莲 (*P. axialis*)	509	393	77.1	116	22.9
滇重楼 (*P. polyphylla* var. *yunnanensis*)	526	469	88.1	63	11.6

3）成熟雄配子体的形态特征　成熟雄配子体为二胞型花粉。在即将开裂的花药中，绝大多数成熟花粉内生殖细胞的细胞核已由圆形变为两头尖的梭形。染色比营养核深，具有一薄层细胞质包裹。营养细胞的核较大，圆形，染色稍浅，有一明显核仁（图版Ⅱ，5）。

3.小孢子及雄配子体发生时药壁组织及绒毡层的变化。

重楼属两种植物花药二室，每室具二个花粉囊。在造孢细胞增殖期的切片中即可看到药壁组织由五层细胞构成，这五层细胞尚无明显分化，其细胞的大小和形态都很相近（图版Ⅱ，9）。小孢子母细胞减数分裂时期的药壁组织也是五层，但各层细胞之间已有明显分化。从外向内依次为表皮层，药室内壁，二中层和绒毡层。此时可见药室内壁和绒毡层细胞有明显增大，药室内壁细胞内含有颗粒状多糖物质。绒毡层细胞的细胞核较其他层细胞的核大得多，且常具有双核。细胞质十分浓厚，这些特征与其在小孢子和雄配子体发育中的功能密切相关。四分体形成时，绒毡层的细胞结构还比较完整，但细胞质中已出现大的液泡。小孢子有丝分裂以后，绒毡层细胞就逐渐解体，被发育中的花粉吸收利用。重楼属二种植物的绒毡层属于分泌型绒毡层（或称腺质绒毡层）。花粉成熟时药壁组织的绒毡层和中层均消失，只剩下残留的表皮层和十分显著的药室内壁，药室内壁细胞的壁发生径向和内切向壁的木质加厚（图版Ⅱ，12），而在每对花粉囊连接处则变得十分薄弱，这里是花药开裂的部位。

讨　论

1.重楼属两种植物小孢子发生和雄配子体形成的过程及方式相同，形态上不易找出区别。小孢子母细胞减数分裂时胞质分裂均为连续型；雄配子体均属二胞型；分化完全的药壁组织由五层细胞构成；绒毡层细胞具双核，为腺质绒毡层。此二种植物仅在二型花粉群体中异常花粉发生的频率不同，五指莲的异常花粉频率常高于滇重楼，这与它们细胞内超数染色体数目的不同，或许有一定相关性[7]。

2.关于细胞内超数染色体的来源，现在还没有试验假说。郑国锠曾推断在小孢子母细胞时期的核穿壁运动（或称细胞融合）可能是超数染色体的来源之一[5]。重楼属植物细胞内超数染色体对植株的生殖过程有一定影响，可能造成受精力降低，种子发育不全，无种胚以及不育花粉百分率增高等等。在二种重楼属植物中五指莲的育性较滇重楼低，实行人工多次重复授粉对提高其受精率能够产生一定的效果。

3.郑国锠等1955年以来对百合等属植物小孢子母细胞减数分裂时细胞核穿壁运动的详细过程，穿壁机理及其与生物变异，进化的关系等方面进行了一系列探讨[2，3，4，5，6]。重楼属染色质穿壁的事实又进一步证明了这一现象的普遍性。但是在我们观察到的第二种穿壁的形成中，很难用核液川流的道理来解释，这种穿壁的方式只像是相邻细胞核间进行了某种接触或交换，然后即缩回来，而不是整个核穿到另一个细胞去。

参考文献

〔1〕 李 恒，1984：重楼属系统发育探讨。云南植物研究，6（4）：351—362。
〔2〕 吴素萱，1955：细胞核穿壁运动的初步报告。植物学报，4（2）：91—100。
〔3〕 郑国锠，1955：百合花粉母细胞中染色质在细胞间的转移及核的新形成过程。植物学报，4（3）：223—232。
〔4〕 郑国锠等，1956：花粉母细胞中染色质穿壁转移现象的普遍性与一致性。植物学报，5（4）：363—376。
〔5〕 郑国锠等，1973：花粉母细胞间染色质穿壁运动机制的探讨。植物学报，15（1）：53—63。
〔6〕 郑国锠等，1975：细胞融合的光学与电子显微镜观察及其与变异和进化的关系的探讨。植物学报，17（1）：60—69。
〔7〕 顾志建，1984：重楼属两个新种的染色体组型分析。云南植物研究，6（4）：467—470。

THE MICROSPOROGENESIS AND THE FORMATION OF MALE GAMETOPHYTE OF TWO SPECIES IN PARIS L.

Liang Hanxing and Zhang Xianglan

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract The process of the microsporogenesis and the formation of male gametophyte of two species in *Paris* L.(*P. axialis*, *P. polyphylla* var. *yunnanensis*) is similar. The cytokinesis is successive type. The pollen are shed at 2-celled stage. The anther wall comprises 5 laryers. Tapetum belong the secretory type.

The frequency of anormolous pollen grains in *P. axialis* is higher than in *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, it probably related with the number of B-chromosomes and abnormal division of meiosis in meiocytes.

Explanation of Piates

Plate Ⅰ

The formation of microspore in *Paris polyphylla* var. *yvnnanensis*.

Fig. 1. PMCs Fig. 2. Pachytene Ⅰ in meiosis. Fig. 3. Metephase Ⅰ. Fig. 4—6. Anapnase Ⅰ. Fig. 7. Anaphase Ⅰ, showing the chromosome bridge. Fig. 10. Telophase Ⅰ. Fig. 11. Dyad. Fig.12. Metaphase Ⅱ. Fig. 13. Anaphase Ⅱ. Fig. 14. Telophase Ⅱ. Fig. 15. a. Tetrad. B. Microspore, just released.

Plate Ⅱ

Fig. 1—8. The normal and anormalous pollen grains of *Paris axialis*. (Fig. 1—5. The formation

of normal pollen grains. Fig. 6. The pollen grain with a small nucleus. Fig. 7, 8. The pollen grains with two epual nuclei.)

Fig. 9—12. The changes in the anther wall during microsporogenesis and formation of male gametophyte in *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*. (Fig. 9. During the sporogenous cell stage, The differenciation of 5 layer cells is indistinct. Fig. 10. During the stage of meiosis, the anther wall generally consists of five layers, these are the epidermis, endothecium, two middle layers, and the tapetum. Fig. 11. During the stage of spore mitotic division, the tapetum cells degenerate. Fig. 12. At maturity the wall later remains two: the epidermis and endothecium.)

Fig. 13—15. The phenomena of intercellular migration of chromatin substance. (Fig. 13. The migration of chromatin substance at the stage of zygotene. Fig. 14—15. The migration of chromatin substance at the stage of synizasis.)